

УДК 591.505:576.895.122:594.38

ВЛИЯНИЕ ХЛОРИДОВ НАТРИЯ И КАЛИЯ НА БЫСТРЫЕ
ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ПРУДОВИКА
(MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA) ПРИ ЗАРАЖЕНИИ
ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД

© А. П. Стадниченко, Л. Д. Иваненко, Л. Н. Куркчи, Д. А. Выскушенко,
Р. П. Градовская, И. А. Зимовец

Исследовано влияние различных концентраций (0.001, 0.01, 0.1, 1, 10, 100, 1000, 10 000 мг/л) хлоридов натрия и калия на быстрые поведенческие и физиологические реакции прудовика *Lymnaea stagnalis* в норме и при инвазии партенитами трематод.

Воздействия токсикантов вызывают защитные (реакция избегания, секреция слизи, обволакивающей тело моллюсков) и патологические (реакция выпадения, усиление перистальтики органов пищеварительного тракта) реакции.

Признаки отравления ярче выражены и ранее обнаруживаются у инвазированных особей, а защитные реакции ослаблены по сравнению с незарраженными животными.

Возрастающее с каждым годом загрязнение окружающей среды сопровождается неуклонным повышением содержания в природных водах различных макроэлементов, играющих важную роль в обмене гидробионтов, в том числе и пресноводных легочных моллюсков — облигатных промежуточных хозяев трематод. Сбрасывание в водотоки неочищенных или недостаточно очищенных стоков промышленными предприятиями (химическими, целлюлозно-бумажными, кожевенными и др.), а также пренебрежение правилами перевозки и применения минеральных удобрений (хлорида калия, сильвинита и др.) способствуют загрязнению водоемов ионами щелочноземельных металлов. Содержание их в природных водах нередко превышает принятые для хлоридов значение ПДК — 350 мг/л. Влияние различных концентраций Na^+ и K^+ на быстрые поведенческие и физиологические реакции (защитные и патологические) прудовика озерного, инвазированного трематодами, исследовано впервые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1241 экз. прудовика озерного *Lymnaea stagnalis* (Linne, 1758), с высотой раковины 40—45 мм, собранных в небольших водоемах мелиоративной системы в бассейне р. Тетерев (хутор Затишье Житомирской обл., Украина) в октябре—ноябре 1994 г. Моллюски были инвазированы редиями *Echinoparyphium aconiatum* (Dietz).

Токсикологические опыты поставлены по методике Алексеева (1981). В качестве токсикантов использованы хлориды натрия и калия (ч. д. а.) в концентрациях 0.001, 0.01, 0.1, 1, 10, 100, 1000, 10 000 мг/л. Растворы их приготавливали на дехлорированной отстаиванием (1 сут) водопроводной воде (рН 7.2—7.6, температура 18—21°, содержание кислорода 8.6—8.9 мг/л). Моллюсков выдерживали в них 2 суток. Через сутки отработанные среды за-

меняли свежеприготовленными. Контролем служили особи, содержащиеся в отстойной (1 сут) водопроводной воде. Результаты снимались через 10 и 30 мин, 1, 3, 6, 12, 24, 36 и 48 ч.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ориентировочными опытами установлены значения основных токсикологических показателей: для NaCl — МПК (LC_0) = 600, ЛК₅₀ (LC_{50}) = 4350,¹ ЛК₁₀₀ (LC_{100}) = 8700; для KCl — ЛК₀ = 400, ЛК₅₀ = 3800, ЛК₁₀₀ = 7600 мг/л.

По шкале токсичности отравляющих веществ (Метелев и др., 1971) хлориды натрия и калия для прудовика являются слаботоксичными соединениями. Тем не менее степень токсичности их для этого моллюска неодинакова. Соединения калия являются для этих животных более токсичными, чем соединения натрия. Это подтверждается как вышеупомянутыми значениями ЛК₀, ЛК₅₀ и ЛК₁₀₀ (каждое из них для KCl заметно ниже, чем соответствующее ему для NaCl), так и значениями коэффициента устойчивости (КУ)² (для каждой концентрации KCl они выше, чем для NaCl).

Исследованные нами прудовики были инвазированы дочерними редиями *E. aconiatum*, локализованными в гепатопанкреасе. Тотальное поражение паразитами этого органа отмечено у 5 % зараженных особей. Такое же количество моллюсков характеризовалось слабой степенью инвазии (1—3 очага поражения на особь, каждый площадью 1.5—2 × 2—3 мм). Преобладали животные с инвазией средней тяжести (4—7 очагов каждый площадью 2—3×4—6 мм). Слабозараженные прудовики ни по значениям основных токсикологических показателей, ни по КУ не отличаются от интактных особей. Моллюски с инвазией средней тяжести, а особенно с тотальным поражением, оказались менее устойчивыми при воздействии на них растворами NaCl и особенно KCl. В связи с этим значения ЛК₀, ЛК₅₀ и ЛК₁₀₀, установленные нами для этой группы животных, на 150—230 ед. ниже, чем соответствующие значения как для особей контрольной группы, так и для группы слабо инвазированных прудовиков. Разными являются и пороговые концентрации для свободных от инвазии и зараженных животных (кроме слабо инвазированных): 100 и 10 мг/л соответственно (для NaCl и KCl соответственно).

Хлориды натрия и калия — токсианты комбинированного действия. Симптоматика вызванного ими отравления прежде всего включает локальные повреждения кожных покровов моллюсков (разрушение мерцательного эпителия с последующим его отторжением и образованием кровоточащих изъязвлений). При этом наиболее уязвимыми оказываются околошупальцевые участки головы, а также края пневмостома с прилежащими к ним участками тела. Гипертонические растворы этих токсиантов обусловливают паралич нервно-мышечной системы моллюсков. Симптомы отравления хлоридами натрия и калия, как правило, ярче выражены и быстрее проявляются у зараженных trematodами прудовиков (при инвазии средней тяжести и тяжелых паразитарных поражениях).

Одной из защитных форм поведения прудовиков, помещенных в затравленную хлоридами среду, является реакция избегания. Она заключается в стремлении животных покинуть опасную для них среду и обеспечивается за счет возрастания их двигательной активности. Прудовики при 100—10 000 мг/л NaCl и KCl в среде уже через 10 мин от начала опыта приходят

¹ Определено графически.

² КУ = $\frac{E_k}{E_p}$, где E_k — время, за которое при определенной концентрации токсианта погибли все животные, E_p — время, за которое при той же концентрации токсианта погибло первое животное.

в состояние возбуждения. Они совершают быстрые направленные передвижения, поднимаясь над урезом воды, и располагаются кольцом на стенках аквариумов. С удлинением экспозиции подобное наблюдается и в более слабых растворах. Так, через час с момента постановки эксперимента реакция избегания отмечена при 0.1—10 мг/л хлоридов. У моллюсков с тотальным паразитарным поражением гепатопанкреаса эта форма защитного поведения полностью подавлена, а при инвазии средней тяжести зарегистрирована всего лишь у 15—17 % особей.

Защитной реакцией прудовиков на воздействие растворами хлоридов является обволакивание их тела слизью, выделяемой железистыми клетками, расположенными в покровах. Слой слизи, во-первых, затрудняет контакт токсикантов с кожным мерцательным эпителием, замедляя тем самым его изъязвление, а во-вторых, ограничивает диффузию Na^+ , K^+ , Cl^- во внутреннюю среду моллюска. Первые признаки ослизнения тела зарегистрированы у прудовиков, подвергнутых воздействию растворами, содержащими всего лишь 1 мг/л NaCl и KCl (17 и 33 % соответственно) после часовой экспозиции. Удлинение последней, равно как и повышение концентрации токсикантов до 1000 мг/л, стимулируют слизеотделение (при 10 000 мг/л NaCl и KCl оно угнетено). Следует заметить, однако, что усиление секреции железистых клеток сопровождается снижением интенсивности кожного дыхания прудовиков, в организм которых, как известно (Krogh, 1941; Fretter, Kruger, 1951 — цит. по: Прессер, Браун, 1967; Jones, 1961), от 50 до 70 % кислорода поступает именно через кожу. У 19 % моллюсков с инвазией средней тяжести и у всех при тяжелой инвазии ослизнение тела выражено намного слабее, чем у свободных от инвазии особей. Это, вероятно, не столько связано с угнетением секреции железистых клеток, сколько с обширными повреждениями их кожных покровов. У зараженных животных гораздо быстрее, чем у незараженных, повреждается, вскоре отторгаясь, кожный эпителий, вследствие чего значительные по площади участки поверхности тела «исключаются» из процессов как слизеотделения, так и кожного дыхания. Снижение интенсивности последнего губительно оказывается прежде всего на жизнеспособности прудовиков с тотальным поражением гепатопанкреаса. Это становится понятным, если учесть, что потребность в кислороде у гидробионтов, оказавшихся в токсической среде, возрастает на 20—50 % (Метелев и др., 1971), а у инвазированных trematodами и того более.

После часовой экспозиции в растворах, содержащих 100 мг/л KCl и 10 000 мг/л NaCl , наблюдаются первые признаки положительного водного баланса, наступающего при нарушении обмена воды между гемолимфой и тканями моллюсков, в форме легкой мозаичной пастозности головы и ноги. Это имеет место у 15—20 % особей. С удлинением экспозиции при концентрации NaCl в пределах 0.1—10 000 и KCl 1—1000 мг/л у моллюсков развиваются разлитые отеки вышеупомянутых органов. Задержка воды достигает значительной величины: объем головы и ноги прудовиков возрастает в 1.5—2 раза. Резкое увеличение объема этих частей тела и понижение тонуса колючеллярной мышцы не позволяют животным втягивать их внутрь раковины. Поэтому разбухшие от избытка накопленной воды голова и нога выступают наружу из устья (реакция выпадения). Гипергидратация, как мы полагаем, в этом случае обусловлена повышением осмотического давления вследствие поступления в тканевую жидкость хлорида натрия. Известно, что Na^+ больше задерживается в организме и тем самым больше удерживает воды, в то время как K^+ легче выделяется из организма и способствует ее выведению. Прудовики, как и все пресноводные организмы, осуществляют гиперосмотическую регуляцию. Согласно правилу Бидла (Хлебович, 1971), их гемолимфа изоосмотична морской воде соленостью 5 %. Так, при содержании прудовиков при невысоких соленостях (до 6 %) соотношение цито-

плазматических Na^+ и K^+ у них одинаково. При больших соленостях равенство такого отношения нарушается, так как содержание внутриклеточного Na^+ возрастает, значительно превышая таковое K^+ (Патрушева, 1970). Скопление жидкости в тканевом межклеточном веществе сопровождается помимо возрастания объема тканей значительным снижением их эластичности, сдавливанием лакун и сосудов кровеносной системы, повреждениями сосудистых стенок (увеличение порозности), накоплением в больших количествах продуктов распада клеток, нарушением тканевого обмена, понижением и нарушением функций отекших органов и тканей. Обширные отеки, как правило, сопровождаются нарушениями различных иннервационных механизмов, ведущими к сбоям в функционировании тех или иных органов и тканей. Безусловным при этом является нарушение работы выделительной системы, поскольку мочевыделительная функция связана с активной деятельностью мышц. Разлитые отеки головы и ноги, а также вызываемые ими последствия ранее обнаруживаются и ярче выражены у инвазированных трематодами моллюсков. Уровень гипергидратации их находится в прямо пропорциональной зависимости от интенсивности заражения.

Умеренное накопление воды в организме беспозвоночных при воздействии на них токсических веществ некоторые исследователи (Кизеветтер, 1973; Биргер, 1979) расценивают как защитно-приспособительную реакцию, направленную на выживание их в неблагоприятных условиях среды. Действительно, поступающая в организм прудовиков вода «разбавляет» Na^+ и K^+ и впоследствии обеспечивает, хотя бы частично, его детоксикацию. Кроме того, обводнение тканей сопровождается усилением окислительных процессов, а значит, и повышением потребления кислорода.

При высоких концентрациях хлоридов (NaCl выше 10 000, KCl выше 1000 мг/л) отечности у прудовиков не наблюдается. В связи с сильным тетаническим сокращением колюмеллярной мышцы их нога глубоко втягивается внутрь раковины. При этом края подошвы становятся волнистыми из-за длительного сокращения определенных групп мышц. Такие животные (среди них преобладают зараженные особи) одновременно с потерей способности к передвижению утрачивают и тактильную чувствительность.

При 100—10 000 мг/л KCl и 1000—10 000 мг/л NaCl у 49 и 58 % подопытных животных через 1 и 3 ч от постановки опыта происходит быстрое (часто одномоментное) выведение обильных экскрементов, вплоть до выделения порожних перитрофических мембран, что указывает на значительное усилие перистальтики кишечника у отравленных хлоридами животных. В дальнейшем (через 36—42 ч) остатки пищи, находившейся в начале опыта в желудке и в гепатопанкреасе моллюсков, выводятся наружу небольшими порциями и с нормальными промежутками между очередными дефекациями. С увеличением концентрации растворов проявление этого симптома отравления задерживается во времени, однако он обнаруживается у большего числа особей. У прудовиков с тотальным поражением гепатопанкреаса эта реакция угнетена, при инвазии средней тяжести наблюдается с небольшим запозданием, а при слабом заражении — одновременно с незараженными особями.

Следовательно, у прудовиков, подвергнутых воздействию растворами хлоридов, вызванные ими повреждения вызывают защитные реакции, в единстве и противоречии которых и развивается у них патологический процесс (отравление). «Качественным отличием патологического процесса от физиологического является то, что защитная реакция, достигнув определенной силы, становится сама причиной повреждений и вызывает новую форму защитной реакции» (Гордиенко, 1964, с. 14), что мы и наблюдали в ходе наших опытов. При средних и высоких концентрациях хлоридов у животных с инвазией средней тяжести и с тяжелым заражением развивается, как пра-

вило, патологический процесс. При слабой и средней концентрациях этих токсикантов у слабо инвазированных trematodами и незараженных моллюсков обычно наблюдается приспособительно-восстановительный процесс.

Список литературы

Алексеев В. А. Основные принципы сравнительно-токсикологического эксперимента // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 3. С. 92—100.

Биргер Т. И. Метаболизм водных беспозвоночных в токсической среде. Киев: Наук. думка, 1979. 190 с.

Гордиенко А. Н. Общие закономерности развития патологического процесса. Ростов: Изд-во Рост. мед. ин-та, 1964. 171 с.

Кизеветтер И. В. Биохимия сырья водного происхождения. М.: Пищев. промышл., 1973. 424 с.

Метелев В. В., Канаев А. И., Дзасохова Н. Г. Водная токсикология. М.: Колос, 1971. 247 с.

Патрушева О. И. Экспериментальное изучение осморегуляции у большого прудовика — *Limnaea stagnalis* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1970. 25 с.

Прессер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1967. 766 с.

Хлебович В. В. Концепция критической солености в зоологии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1971. 36 с.

Jones J. D. Aspects of respiration in *Planorbis corneus* L. and *Lymnaea stagnalis* L. (Gastropoda: Pulmonata) // Cong. Biochem. Physiol. 1961. Vol. 4, N 1. P. 1—29.

Krogh A. Comparative physiology of respiratory mechanisms // Univ. pennsylv. press. 1941. 172 p.

Житомирский пединститут, 262 001

Поступила 13.05.1997

THE INFLUENCE OF THE NatriUM AND POTASSIUM CHLORIDES ON FAST BEHAVIORAL AND PHYSIOLOGICAL REACTIONS OF POND SNAILS (MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA) UNDER THE INFECTION WITH TREMATODE PARTHENITES

A. P. Stadnichenko, L. D. Ivanenko, L. N. Kurkchi, D. A. Vyskushenko,
R. P. Gradovskaya, I. A. Zimovetz

Key words: *Lymnaeidae*, sodium and potassium chlorides, physiological and behavioral reactions, trematode infection.

SUMMARY

The influence of different concentrations of the sodium and potassium chlorides (0.001, 0.01, 0.1, 1, 10, 100, 1000, 10 000 mg/l) during 48 hours onto the fast behavioral and physiological reactions of the *Limnaea stagnalis* in a control and in case of the trematode infection was examined. Pathological reactions in infected individuals (with middle and heavy infection rate) are better expressed and appear earlier, protective ones are obliterated and appear later, than these form of reactions in noninfected molluscs.